

台湾乳白蚁行为多型的研究

张健华¹, 李文健², 陈丽玲³, 庄天勇³, 蒙启枝³

(1. 湖南文理学院生物系, 湖南常德 415000; 2. 长沙交通学院, 长沙 410076; 3. 广东省昆虫研究所, 广州 510260)

摘要: 本文对台湾乳白蚁的打洞挖掘行为、取水行为、修饰行为和交哺行为进行了比较详细的定量分析, 探讨了年龄和品级对台湾乳白蚁群体中行为多型的影响。实验结果表明大(老)龄工蚁承担了台湾乳白蚁群体内大多数的任务, 对台湾乳白蚁群体的维持具有重要意义。另外品级也是影响台湾乳白蚁群体内劳动分化的一个重要因素。在营养交哺方面, 若蚁尚不具备完好的取食行为, 是群体中营养交哺的受益者, 而兵蚁在台湾乳白蚁群体中占据着较重要的地位, 享受着营养物质优先供应的特殊权利。

关键词: 台湾乳白蚁; 行为多型; 交哺; 年龄; 品级

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296 (2003) 03-0333-06

Polyethism in the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki

ZHANG Jian-Hua¹, LI Wen-Jian³, CHEN Li-Ling³, ZHUANG Tian-Yong³, MENG Qi-Zhi³, (1. Department of Biology, Hunan University of Arts and Science, Changde, Hunan 415000, China; 2. Changsha Communication College, Changsha 410076, China; 3. Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260, China)

Abstract: This paper deals with polyethism in the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. Experiments showed that the aged workers carried out most tasks in the colony and played important roles in the maintenance of the society. Also the castes were an important factor influencing the division of labour. In nutrient trophallaxis, the soldier was a very important caste enjoying the special right to get the food from workers; nymphs had no foraging ability and also lived on food from the workers.

Key words: *Coptotermes formosanus* Shiraki; polyethism; trophallaxis; age; caste

在白蚁行为多型的研究方面, 国外已有一些研究 (McMahan, 1979; Badertscher *et al.*, 1983; Garnier-Sillam, 1983; 张健华, 1996), 特别是在行为多型的类型方面进行了较多的探索, 但国内仅有零星的报道 (张健华, 1998)。为此我们研究和分析了台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* Shiraki 群体中年龄对打洞挖掘行为、取水行为、修饰行为和交哺行为的影响, 同时还探讨了品级对交哺行为、修饰行为的调控作用, 明确了台湾乳白蚁群体中的行为多型模式。另外在台湾乳白蚁的营养交哺方面, 分析了兵蚁、幼蚁和若蚁自工蚁获得食物的等级序列, 确定了若蚁在台湾乳白蚁群体中的营养地位。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验对象为台湾乳白蚁, 采自广州市郊区。实验群体采集时间为 1998 年 1 月至 1999 年 12 月。试验中所采用的色素为大红色素和黑色素, 属食品添加剂, 采购于广州市东宇天然色素化工有限公司。实验采用的滤纸为定性滤纸, 由杭州新华纸业有限公司生产。将黑色素用蒸馏水稀释成 1% 浓度的水溶液, 然后将 1 cm × 1 cm 的方形滤纸小片放入黑色素溶液中浸泡 24 h, 取出后晾干制成色素滤纸备用。

1.2 工蚁与若蚁年龄的划分

台湾乳白蚁工蚁和若蚁个体的年龄是通过测量

其头宽的大小来划分的 (Howse, 1968; 刘源智等, 2002)。使用测微尺在 NIKO-SMZ 双目显微镜下测量了采自广州市郊区的五个群体的 2 000 头工蚁和 250 头若蚁, 将工蚁划分为三个年龄阶段: 幼龄工蚁 (W1: 头宽为 0.72 ± 0.08 mm)、中龄工蚁 (W2: 头宽为 0.92 ± 0.08 mm) 和大龄工蚁 (W3: 头宽为 1.08 ± 0.08 mm); 而将若蚁划分为两个年龄阶段: 幼龄若蚁组 (Ny1: 头宽为 0.88 ± 0.09 mm) 和大龄若蚁组 (Ny2: 头宽为 1.03 ± 0.09 mm)。

1.3 工蚁打洞挖掘行为的观察

在两个 $10\text{ cm} \times 10\text{ cm}$ 的透明方形塑料板中间, 夹上一层厚度约为 0.5 cm 的松软土层, 在土层的中央部分挖一小洞, 分别放入不同年龄组的工蚁 10 头, 观察各年龄组工蚁的打洞挖掘情况, 测量每天打洞挖掘蚁道的长度。两个透明塑料夹板用橡皮捆绑紧, 以保证工蚁不从缝隙处逃出。实验重复 10 次。实验温度为 $25 \pm 3^\circ\text{C}$ 。

1.4 工蚁取水行为的观测

将野外采集捕获的台湾乳白蚁群体放入一直径为 10 cm 、高为 15 cm 的玻璃缸中, 用足够的松木材饲养。在玻璃缸的底部用一个直径为 12 cm 的培养皿盖盛起, 培养皿盖中盛满水, 将台湾乳白蚁群体饲养缸浸泡在水中。在台湾乳白蚁群体的饲养过程中, 适当控制饲养缸内水分的添加, 但在玻璃饲养缸内提供足够的土壤, 供台湾乳白蚁群体建筑取水蚁路之用。在观察到自玻璃饲养缸内到培养皿盖处形成取水蚁路后, 每年分春、夏、秋、冬四季节, 在不同的时间抓获在取水蚁路里行走的白蚁个体, 确定它们的年龄与品级。该装置同时设立 10 个。

1.5 不同年龄工蚁修饰行为的观察

实验是在直径为 10 cm 、高为 2 cm 的玻璃培养皿内进行的。每次试验分别选取 3 头 W1、W2 和 W3 年龄的工蚁, 同时将它们放入大红色素粉末中轻微滚动其身体, 然后取出, 根据年龄分组放入不同的干净培养皿中, 观察各工蚁个体肠道的着色情况, 记录肠道最先开始着色的工蚁个体的年龄及时间。实验重复 20 次。实验温度为 $25 \pm 3^\circ\text{C}$ 。

1.6 不同品级个体修饰行为的观察

实验是在直径为 10 cm 、高为 2 cm 的玻璃培养皿内进行的。每次实验分别选取 3 头工蚁、3 头兵蚁和 3 头幼蚁, 同时将它们放入大红色素粉末中轻微滚动其身体, 然后取出, 根据品级放入不同的干净培养皿中, 观察各个体肠道的着色情况, 记录肠

道最先开始着色的个体的品级及时间。实验重复 20 次。实验温度为 $25 \pm 3^\circ\text{C}$ 。

1.7 不同年龄工蚁交哺行为的观察

将工蚁分为幼龄工蚁 (W1)、中龄工蚁 (W2) 和大龄工蚁 (W3) 三个年龄组。每个实验组由 20 头同一年龄的工蚁和 3 头兵蚁组成, 放入培养皿 (高 2 cm , 直径 10 cm , 培养皿内有细砂粒形成的半湿润环境) 内, 同时放入晾干的黑色素滤纸作为工蚁食物饵料, 观察各实验组内兵蚁肠道着色情况, 记录兵蚁肠道着色的时间及个体数。每个年龄组设立 3 个实验组。实验温度为 $25 \pm 3^\circ\text{C}$ 。

1.8 不同年龄若蚁取食行为的观察

首先将野外采集回来的台湾乳白蚁群体 (混有若蚁个体) 饲养在人工饲养缸内, 然后从中分离出若蚁个体, 用酒精将若蚁个体杀死, 随后, 在 NI-KO-SMZ 双目解剖显微镜下分离出其消化道, 观察各年龄若蚁个体的消化道内半固体褐色物质 (纤维素物质) 的含量, 从而分析不同年龄若蚁个体的取食行为, 并判断若蚁在营养交哺中的地位。

1.9 台湾乳白蚁群体中营养交哺等级序列的观察

将 20 头工蚁、3 头兵蚁、3 头幼蚁和 1 头若蚁共同放入培养皿中 (高 2 cm , 直径 10 cm , 培养皿内有细砂粒形成的半湿润环境) 组成一个实验组, 同时放入晾干的黑色素滤纸作为工蚁食物饵料, 观察各个体消化道的着色情况和营养状况, 腹部呈萎缩现象的为营养不良的标志。共设立 3 个实验组。实验温度为 $25 \pm 3^\circ\text{C}$ 。由于实验组内工蚁个体不是很多, 这样在营养供应紧张的条件下比较容易观察到交哺等级序列。

2 结果与分析

2.1 年龄对工蚁打洞挖掘行为的影响

该项实验共重复了 10 次, 参与实验的工蚁个体达 300 头, 实验结果见图 1。

从图 1 中可以知道, 幼龄工蚁 (W1)、中龄工蚁 (W2)、大龄工蚁 (W3) 三个年龄组的工蚁每天的打洞挖掘平均速度依次为 $0.73 \pm 0.05\text{ cm}$ 、 $1.02 \pm 0.08\text{ cm}$ 和 $1.44 \pm 0.10\text{ cm}$ 。对实验数据进行差异显著性分析, $P < 0.01$, 差异极显著。

2.2 年龄对工蚁取水行为的影响

在两年的春、夏、秋、冬四个季节中对台湾乳白蚁取水群体进行了 16 次捕获, 共捕获台湾乳白蚁取水群体 99 个, 累计捕获台湾乳白蚁个体数达

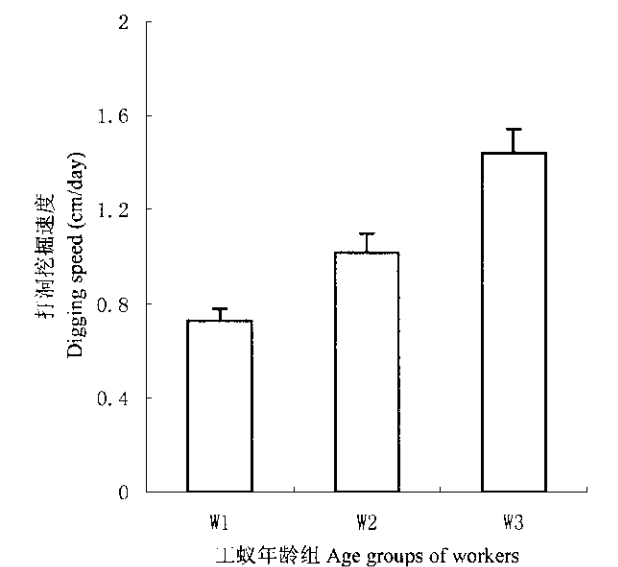


图1 不同年龄组工蚁打洞挖掘速度的比较

Fig. 1 Digging speeds of the different age groups of workers

1 341 头。它们的年龄分组及品级见图 2。

从图 2 中可以看出，在台湾乳白蚁取水群体中，在春、夏、秋、冬四个季节中，大龄工蚁（W3）始终处于优势地位，是主要的取水成员；中龄工蚁（W2）在取水群体中扮演了一定的角色，相对来说，幼龄工蚁（W1）没有积极地参与取水任务。而兵蚁（S）基本不承担任何取水任务。

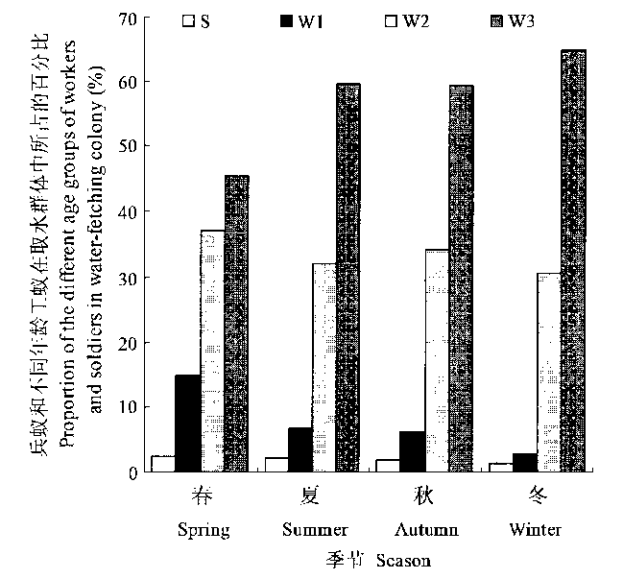


图2 台湾乳白蚁取水群体中各年龄组工蚁和兵蚁所占的百分比

Fig. 2 Percentages of the different age groups of workers and soldiers in water-fetching colony

2.3 年龄对工蚁修饰行为的影响

该项实验共观察 20 组分别由 3 头幼龄工蚁

（W1）、中龄工蚁（W2）和大龄工蚁（W3）构成的小群体的修饰行为，共计 180 头。实验结果见表 1。

从表 1 中可以看到，在 20 组修饰行为观测实验中，大部分情况是大龄工蚁（W3）的消化道首先着色，占整个观测实验的 70%，并且一般在 10 分钟左右即可观察到消化道的变色；而中龄工蚁（W2）首先着色的情况并不多，仅占整个观察实验的 25%，消化道着色所需的时间也要长些。仅偶然观察到幼龄工蚁（W1）的消化道首先着色。在第二位肠道开始着色的个体中，也是以大龄工蚁为主。对肠道着色所需时间进行差异显著性分析， $P < 0.05$ ，差异显著，也表明大龄工蚁的肠道着色速率快于中龄工蚁。

表1 不同年龄工蚁修饰行为的观察

Table 1 Grooming behavior in the different age groups of workers

年龄组 Age group	第一位肠道开始着色的个体 First individual with pigment detainment in duct		第二位肠道开始着色的个体 Second individual with pigment detainment in duct	
	头数 Number	平均所需时间(min) Mean time	头数 Number	平均所需时间(min) Mean time
W1	1	14.52	2	18.21 ± 2.45
W2	5	13.33 ± 1.10	6	15.55 ± 1.84
W3	14	10.54 ± 1.67	12	14.82 ± 1.26

2.4 品级对修饰行为的影响

该项实验共观察了 20 组分别由 3 头工蚁、3 头兵蚁和 3 头幼蚁构成的小群体的修饰行为，共计 180 头白蚁个体。实验结果见表 2。

表2 工蚁、兵蚁和幼蚁个体修饰行为的观察

Table 2 Grooming behavior of workers, soldiers and larvae

品级组 Caste	第一位肠道开始着色的个体 First individual with pigment detainment in duct		第二位肠道开始着色的个体 Second individual with pigment detainment in duct	
	头数	平均所需时间(min)	头数	平均所需时间(min)
	Number	Mean time	Number	Mean time
工蚁 worker	19	11.54 ± 0.96	18	14.24 ± 1.24
兵蚁 soldier	1	13.51	2	15.32 ± 1.83
幼蚁 larva	0	—	0	—

从表 2 中可以看到，在 20 组修饰行为观察实验中，绝大部分是工蚁组个体的肠道首先呈现红色，占整个观测实验的 95%，一般在 11 分钟左右时间即可观察到消化道的变色；仅偶然见到兵蚁组个体的肠道首先呈现红色，而且着色所需的时间也稍长些；在实验中没有见到幼蚁组个体的肠道首先

呈现为红色。在第二位肠道开始着色的个体中，也是以工蚁组的个体占优势，仅偶见兵蚁的肠道呈现红色。仍未观察到幼蚁组个体的肠道首先呈现红色的情况。

2.5 年龄对台湾乳白蚁交哺行为的影响

该项实验共观察 3 组分别由 20 头幼龄工蚁 (W1)、中龄工蚁 (W2) 和大龄工蚁 (W3) 以及相应兵蚁构成的小群体的交哺行为，共计 180 头工蚁

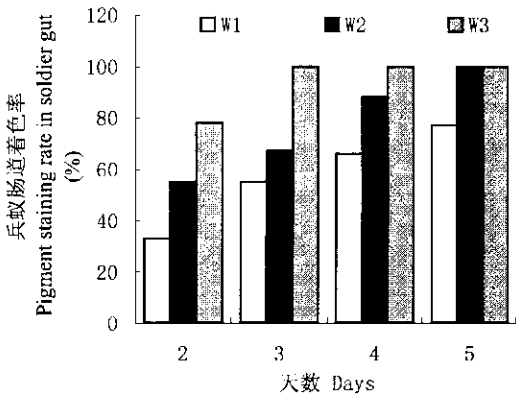


图 3 工蚁年龄对交哺行为的影响
Fig. 3 Effect of worker age on trophallaxis

和 27 头兵蚁。结果见图 3。从图 3 中可以看出，在大龄工蚁 (W3) 组内的兵蚁的肠道着色率为最高，而且肠道着色的速率为最快；中龄工蚁 (W2) 组内的兵蚁着色率稍差些，肠道着色的速率稍次之；幼龄工蚁 (W1) 组内的兵蚁的肠道着色率为最低，肠道着色的速率也最低。很显然，大龄工蚁因个体大，交哺量多，兵蚁着色快，而且兵蚁的着色率随

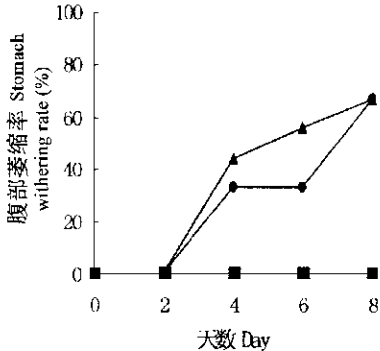
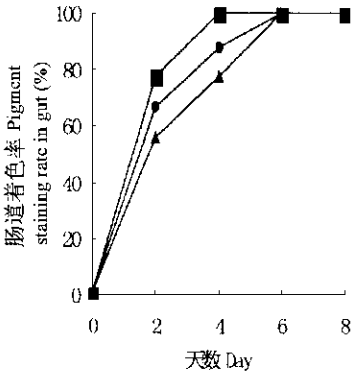


图 4 兵蚁、若蚁和幼蚁肠道着色率和腹部萎缩率
Fig. 4 The pigment staining rate in gut and the stomach withering rate of soldier, larva and nymph
■兵蚁 soldier; ▲幼蚁 larva; ●若蚁 nymph

从图 4 中可以看出，兵蚁肠道着色率最快，在 4 天后基本上所有的兵蚁的肠道都已着色；若蚁肠

时间而增加。
2.6 不同年龄若蚁取食行为的分析
对两个年龄组的若蚁的消化道进行解剖分析，每个若蚁年龄组解剖 10 头若蚁，观察各若蚁个体中肠、后肠囊、结肠和直肠里半固体褐色物质的含量（按半固体褐色物质占消化道容积的百分比计算），结果见表 3。

表 3 若蚁两个年龄组个体的消化道内半固体褐色物质的含量(%)
Table 3 Gut content of two different age groups of nymphs(%)

年龄组 Age group	中 肠 Midgut	后肠囊 Paunch	结 肠 Colon	直 肠 Rectum
Ny1	0.50 ± 0.12	4.83 ± 0.98	1.57 ± 0.51	2.45 ± 1.08
Ny2	1.68 ± 0.48	15.79 ± 3.54	6.67 ± 1.08	7.83 ± 2.32

表 3 显示，幼龄若蚁 (Ny1) 个体内的消化道内基本上看不到半固体的褐色物质，整个消化道基本上呈透明状；大龄若蚁 (Ny2) 个体内的中肠内观察到少量的半固体褐色物质，后肠囊内可以观察到部分褐色物质，结肠和直肠内也仅能观察到少量的褐色物质。

2.7 台湾乳白蚁群体中营养交哺等级序列的分析
该项实验共观察了 3 组由 20 头工蚁、3 头兵蚁、3 头幼蚁和 1 头若蚁构成的小群体的营养交哺行为，共计 60 头工蚁、9 头兵蚁、9 头幼蚁和 3 头若蚁。实验结果见图 4。

道着色率在 2 天后达到 67%，4 天后达到 88%，6 天后才达到 100%；而幼蚁肠道着色率较慢，4 天

后才达到 78%，6 天后达到 100%。在腹部萎缩方面，兵蚁在连续实验的 8 天内无腹部萎缩的个体出现，若蚁在 4 天后，腹部萎缩个体占 33%，6 天后仍为 33%，在 8 天后达到 67%；幼蚁在 4 天后，腹部萎缩个体占 44%，6 天后达到 56%，8 天后达到 67%。

3 讨论

3.1 工蚁打洞挖掘行为与年龄的相关性

在台湾乳白蚁群体中，打洞挖掘行为主要由工蚁承担。实验结果表明，所有的工蚁个体都具有打洞挖掘行为，但在打洞挖掘行为的能力方面，大龄工蚁的能力最强，挖掘速度最快；而中龄工蚁的能力稍差些，幼龄工蚁的打洞挖掘能力最差。很显然，打洞挖掘行为与能力是随着年龄的增长而完善的。1996 年，作者在香港中文大学做访问学者时，曾与印度科学家共同以花胸散白蚁做为对象进行过挖掘行为的研究分析，结果与我们的一致。

3.2 工蚁取水行为与年龄相关性分析

根据捕获的台湾乳白蚁取水群体的组成成分，可以确定台湾乳白蚁群体中的取水任务主要由工蚁承担，其中大龄工蚁在取水任务中占据了主导角色，中龄工蚁也承担了一部分取水任务。而且在不同的季节，取水群体中的组成成分稍有区别。在冬季干旱季节，空气中的水分含量低，此时的蚁巢内需水量大，取水任务主要由大龄工蚁承担；而在春季雨水多的季节，空气中的水分含量高，此时白蚁巢内需水量不大，取水任务就主要由大龄工蚁和中龄工蚁共同承担。在取水群体中，还发现有少量的兵蚁陪伴。幼龄工蚁在取水任务中的参与程度很低。国外科学家也曾利用染料来标记水源，分析工蚁的取水行为，但其所得结果没有这样清晰（张健华，1996）。

3.3 年龄对工蚁修饰行为的影响

白蚁的修饰行为主要表现为附肢和体表的舐刷清洁行为。我们的实验结果显示，在工蚁的三个年龄组中，大龄工蚁具有比较完善和快捷的舐刷清洁行为。在它们舐刷粘附在附肢和身体上的大红色素后，肠道即明显呈现红色。相对来说，年幼个体的舐刷清洁行为要缓慢些。这表明年龄对工蚁的修饰行为存在着较大的影响。但 Garnier-Sillam（1983）对 *Reticulitermes lucifugus*（*Santonensis*）的多型行为进行研究时，认为年轻工蚁具有舔刷、交哺、触抚

行为，而大龄工蚁具有建筑行为和侦察行为。这样的结果似乎与我们有所不同，有待进一步研究（张健华，1996）。

3.4 品级对修饰行为的影响

在工蚁、兵蚁和幼蚁三个不同的实验组中，仅有工蚁具有较为完善的舐刷清洁行为，能较快地清除身体和附肢上粘附的大红色素颗粒；而兵蚁由于其上颚特化为防卫器官，舐刷清洁行为不完善；幼蚁由于尚未完全发育，基本不具有良好的舐刷清洁修饰行为。所以品级对台湾乳白蚁个体的修饰行为存在着较大的调控作用。

3.5 年龄对交哺行为的影响分析

根据实验分析，可以肯定台湾乳白蚁的大龄工蚁是群体中其它各品级营养食物的主要供应者，Badertscher 等（1983）在对 *Macrotermes subhyalinus* 的取食行为进行研究时也得出了相似的结论，在对工蚁的消化道进行解剖和取食行为的分析时也验证了这一点。而最年幼的工蚁由于取食行为不很完善，消化系统也有待于进一步的发育（张健华，1998），所以在群体中的营养交哺方面没有扮演很重要的角色。但由于兵蚁是群体中相当重要的一个品级，这样各个年龄的工蚁都会竭尽全力供应兵蚁必需的营养食物。所以，放在幼年工蚁组内的兵蚁在短期内也能得到一定的食物供应。

3.6 若蚁是营养交哺的受益者

在某些无工蚁的白蚁物种群体中，若蚁、大龄幼蚁或有翅成虫承担着营养食物供应的职责（Mc-Mahan，1979）。但在台湾乳白蚁群体中，根据消化道内容物分析，若蚁的营养食物主要为液体食物，这表明其自我取食能力还没有发育完善，本身的营养物质也大多来源于工蚁。只有发育为有翅成虫后，自我取食能力才会完善。所以在台湾乳白蚁群体中，若蚁不可能是营养物质的供应者。但有翅成虫在分飞之前，是否为群体内的某些个体提供营养食物还有待研究。但由于有翅成虫在母巢内的停留时间有限，不可能是群体中营养物质的主要供应者。

3.7 台湾乳白蚁群体中营养交哺等级序列的分析

台湾乳白蚁群体中营养交哺等级序列主要从两个方面来分析：(1)分析兵蚁、幼蚁、若蚁个体在实验观测中的肠道着色速率；(2)分析兵蚁、幼蚁、若蚁个体在实验过程中出现营养不良、腹部萎缩的现象。从肠道着色速率来看，兵蚁肠道的着色速率明显快于幼蚁和若蚁，这说明工蚁喂食给兵蚁的食物

量要大些, 喂食速度也快些。从个体营养状况来分析, 兵蚁个体在实验期间未出现腹部萎缩的现象, 而若蚁和幼蚁的个体均在一定程度上有腹部萎缩现象的发生, 但若蚁的状况要稍好些。而且在实验中, 曾观测到兵蚁啃杀幼蚁的现象。所以在台湾乳白蚁群体中, 在没有蚁王、蚁后的情况下, 营养交哺等级序列应是兵蚁居于首位, 若蚁次之, 最后才是幼蚁。

3.8 台湾乳白蚁行为多型的分析

根据对台湾乳白蚁群体中打洞挖掘行为、取水行为和修饰行为的分析, 可以基本确定年龄是影响台湾乳白蚁工蚁行为的一个重要因素, 另外品级也是调控台湾乳白蚁群体中行为的一个主要因素。

参 考 文 献 (References)

- Badertscher S C, Gerber C, Leuthold R H, 1983. Polyethism in food supply and processing in termite colonies of *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 115 – 119
- Garnier-Sillam E, 1983. Le polyethisme chez *Reticulitermes lucifugus* *santonensis* (Isoptera-Rhinotermitidae). B. contribution a l'etude du comportement individuel de prospection et de recrutement lors de la recherche de nourriture chez les ouvriers. *Insectes Soc.*, 30: 27 – 44
- Howse P E, 1968. On the division of labour in the primitive termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen). *Insectes Sociaux*, 15 (1): 45 – 50
- Liu Y Z, Peng X F, Tang G Q, Peng X T, 2002. Development and differentiation of various castes in the immature stage of *Reticulitermes chinensis*. *Acta Entomologica Sinica*, 45 (4): 487 – 493. [刘源智, 彭心赋, 唐国清, 彭小涛, 2002, 黑胸散白蚁幼期不同品级的发育和分化. 昆虫学报, 45 (4): 487 – 493]
- McMahan P E, 1979. Temporal polyethism in termites. *Sociobiology*, 1979, 4 (2): 153 – 168
- Zhang J H, 1996. Polyethism in termites: A review. *Science and Technology of Termites*, 13 (3): 7 – 10. [张健华, 1996. 白蚁行为多型的研究现状. 白蚁科技, 13 (3): 7 – 10]
- Zhang J H, 1998. Polyethism in *Reticulitermes fukienensis*: A preliminary study. *Acta Entomologica Sinica*, 41 (4): 376 – 381. [张健华, 1998. 花胸散白蚁多型行为的初步分析. 昆虫学报, 41 (4): 376 – 381]